Vestnik zoologii **35**(6): 63–66, 2001

УДК 593.195 : 595.771

ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АСПЕКТ КОЭВОЛЮЦИИ МИКРОСПОРИДИЙ И КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ

П. Я. Килочицкий

Национальный университет им. Тараса Шевченко, ул. Владимирская, 64, Киев, 01033 Украина

Получено 7 ноября 2000

Экологический аспект коэволюции микроспоридий и кровососущих комаров. Килочицкий П. Я. — Проанализированы 3 направления взаимоадаптаций в эволюции паразито-хозяинных взаимоотношений микроспоридий и кровососущих комаров: а) тенденция к снижению патогенности микроспоридий; б) разнообразие способов передачи паразитов в связи с изменениями поведения хозяев при выборе мест выплода их личинок; в) тенденция комаров к использованию в качестве мест выплода личинок временных и эфемерных водоемов. Обоснован экологический аспект взаимосвязей эволюционных стратегий микроспоридий и комаров.

Ключевые слова: микроспоридии, кровососущие комары, коэволюция.

Ecological Aspect of Coevolution of Microsporidia and Bloodsucking Mosquitoes. Kiloczycki P. Ya. — Three directions of mutual adaptations in the host-parasite relationships of microsporidia and bloodsucking mosquitoes were analysed: a) tendency to reduction of microsporidia pathogenity; b) diversification of ways of parasite transmission associated with behavioval changes of hosts during the choise of larval emergency sites; c) the tendency of mosquitoes towards use of temporary and ephemeral waters. The ecological aspect of relationshipy of mosquitoes and microsporidia evolution strategies.

Key words: microsporidia, bloodsucking mosquitoes, coevolution.

Для признания паразитов фактором естественного отбора хозяев и наоборот необходимо существование фенотипической изменчивости сочленов системы, имеющей обоюдоважное значение, связь этой изменчивости с адаптированностью и ее наследуемость.

У микроспоридий наряду с усовершенствованием аппарата экструзии весьма существенным для их эволюции было увеличение вероятности заражения хозяина (Исси, 1986), что осуществлялось несколькими путями: увеличением потенциала размножения простейших, оптимизацией интимных связей паразита и хозяина; синхронизацией своих жизненных циклов (путем усложнения или вторичного упрощения) с жизненными циклами хозяев.

Согласно гипотезе, принятой большинством исследователей, становление микроспоридий как паразитов произошло в многоклеточных организмах с последующей эволюцией как путем ароморфозов и идиоадаптаций, так и дегенераций (Исси, 1986; Sprague, 1977, 1982).

Переход микроспоридий к паразитированию на кровососущих двукрылых произошел в юрском периоде, когда сформировалось семейство *Culicidae* (Маслов, 1967; Калугина, 1977), а формирование узких адаптивных стратегий — в эоцене-олигоцене — с появлением современных родов комаров. Первым источником инвазии комаров были скорее всего микроспоридии ракообразных, напоминающие ныне существующих представителей родов *Tusetia* и *Gurleya*. Им была присуща диплокариотическая мерогония, панспоробластическая спорогония, горизонтальная передача инвазии и локализация в жировом теле хозяина.

Связь с ракообразными у микроспоридий комаров из родов *Amblyospora* и *Parathelohania* сохранилась до настоящего времени.

Попадая в организм хозяев вместе с пищей, клетки микроспоридий проникали в гемоцель, где в начале активно фагоцитировались гемоцитами. С течением времени часть микроспоридий обрела способность противостоять перевариванию фагоцитами и даже развиваться в них. Именно с попадания в эноциты и развития в них начинается жизненный цикл многих известных на сегодня микроспоридий комаров.

На первом этапе становления паразито-хозяинных отношений микроспоридий и комаров должна была неизбежно проявиться эволюционно стабильная стратегия всех паразитов — тенденция к максимальной плодовитости. Как следствие — появление «полиспоробластических» родов паразитов: *Thelohania, Stempellia, Pleistophora.* Надежность горизонтальной передачи в условиях высокой плотности поселения личинок комаров плюс высокая плодовитость микроспоридий должны были привести к уменьшению численности популяций паразитов из-за сверхэксплуатации хозяев. Заметим, что до настоящего времени ни у комаров, ни у других насекомых не известны клеточные защитные реакции на проникновение и размножение микроспоридий. Постоянные и полупостоянные типы водоемов, используемые комарами как места выплода личинок из года в год, оказались пересыщенными паразитами-микроспоридиями. При этом неизбежно должна была проявиться тенденция комаров-хозяев к «избеганию» паразитарного пресса. Одним из вариантов избегания является сохранившаяся до настоящего времени способность комаров к использованию временных водоемов как мест выплода личинок, чему способствует наличие весьма подвижной имагинальной фазы. Показательно, что тяготеющие к постоянным типам водоемов комары рода *Anopheles* появились в юре, *Uranotaenia* — в мелу, *Mansonia* — на границе палеоцена и эоцена, а приуроченные в основном ко временным водоемам представители рода *Aedes* — в начале олигоцена (Маслов, 1967).

В сложившейся ситуации отбор среди микроспоридий должен был пойти в других направлениях, а именно: в сторону снижения патогенности по отношению к хозяину и обретения новых способов повышения надежности передачи. Как результат, в процессе эволюции возникают роды микроспоридий типа существующих ныне *Amblyospora* и *Parathelohania.* Максимально усложняется жизненный цикл, в котором уже присутствуют 2 хозяина и 3 типа спорогонии (в личинках комаров, в ракообразных — циклопах и в имаго комаров). Изменяется характер горизонтальной передачи — она возможна только от личинок комаров к циклопам и от циклопов — к личинкам. Появляется вертикальная передача — от личинок трансфазно и трансовариально — к имаго и далее — к новым генерациям личинок. В определенной степени снижается патогенность микроспоридий — не гибнут, а доживают до имаго (полностью или частично) зараженные самки комаров

Становление у микроспоридий перечисленных признаков обеспечило им чрезвычайно широкие возможности для адаптивной радиации среди огромного числа видов и родов их потенциальных хозяев — кровососущих комаров.

За счет развития в циклопах достигается не только прирост численности паразитов, но и весьма длительное сохранение инвазионного начала в период отсутствия в постоянных водоемах циклически выпложивающихся там комаров. Трансовариальная передача гарантирует попадание микроспоридий в новые места обитания личинок и их хозяев. Формируется типичный природно-очаговый характер сохранения и распространения инвазии. В пользу его надежности свидетельствует тот факт, что более половины всех известных на сегодня

видов микроспоридий кровососущих комаров относится к двум родам — *Amblyospora* и *Parathelohania*.

В сложившихся условиях в популяциях комаров неизбежно должна была проявиться тенденция к использованию для развития личинок новых водоемов, лишенных паразитов: полупостоянных, временных и даже эфемерных. Однако при развитии личинок в таких водоемах для комаров существует реальная угроза массовой гибели преимагинальных стадий вследствие преждевременного пересыхания мест их обитания.

Тем не менее, эта адаптивная черта не только сохранилась, но и имеет тенденцию к расширению. Пример тому — возрастающая антропофильность многих видов кровососущих комаров. Риск гибели части популяции вследствие пересыхания водоемов оказывается менее важным для сохранения вида, чем исторически сложившийся паразитарный пресс.

В связи с меняющимся поведением хозяев наблюдаются разнообразные приспособительные изменения у микроспоридий, направленные на повышение надежности распространения. Возникают новые формы, утратившие прежде всего «циклопную» фазу жизненного цикла. Формируется (на базе трехспорового и двухозяинного жизненного цикла) дву-трехспоровый, однохозяинный. При этом два-три типа спор формируются либо одновременно на всех фазах развития комаров (роды *Golbergia, Krishtalia, Hazardia*) либо на определенных фазах (роды *Edhazardia, Culicospora, Culicosporella*). Тем самым достигается повышение надежности горизонтальной и вертикальной передач инвазии и ее распространение в популяциях хозяев, не зависимо от типа используемых водоемов.

Весьма показательным в этом плане являются адаптивные изменения жизненного цикла микроспоридии *Edhazardia dedis* (Kudo, 1930) из комара *Aedes aegypti L.,* выплаживающегося в скорлупе кокосовых орехов. В норме измененный цикл *E. aedis* происходит в течение двух поколений хозяина. У самок комаров, заражающихся на фазе личинки, микроспоридии формируют 2-ядерные споры, передающиеся вертикально потомству. Часть зараженных личинок погибает. У них формируются 1-ядерные споры, служащие для горизонтальной передачи другим личинкам (Adnew, Koella, 1997). В условия высокой плотности заселения личинками скорлупы орехов и, как следствие, пониженной трофности мест выплода, темпы роста личинок замедляются, имаго вылупляются мелкими с низкой плодовитостью и меньшей продолжительностью жизни. Это резко ограничивает вертикальное распространение микроспоридий. В этих условиях у микроспоридий вырабаталась альтернативная способность к завершению жизненного цикла в течение одного поколения. Таким образом, изменения жизненного цикла хозяина под влиянием внешних условий повлекли за собой адаптивные изменения жизненного цикла паразита, направленные на уменьшение потерь инвазивного начала.

Появление способности к формированию инвазионных спор на всех фазах жизненного цикла хозяина наряду с наличием трансовариальной передачи могло быть причиной дальнейшего упрощения жизненного цикла микроспоридий. При условии тесных контактов паразита с хозяевами у современных представителей семейства Nosematidae считается вероятной редукция (полная или частичная) гаплофазы (Исси, 1986).

В пользу этого свидетельствует не только эволюционная близость полиспоровых (*Vairimorpha*) и моноспоровых (*Nosema*) микроспоридий чешуекрылых (Canning, 1998), но и случаи спонтанного появления в жизненном цикле *Nosema* спор «ваириморфного» типа (Соколова, Исси, 1997). В контексте изло-

женного последний случай можно трактовать как генетически спровоцированный (расщепление, рекомбинация или возвратная мутация) атавизм.

Исси И. В. Микроспоридии как тип паразитических простейших // Протозоология. — 1986. — **10**. — С. 6—136.

Калугина Н. С. Палеонтологические данные и некоторые вопросы эволюции Culicoidea и Chironomidea (Diptera) // Систематика и эволюция двукрылых насекомых. — Л., 1977. — С. 25—30.

Маслов А. В. Кровососущие комары подтрибы Culisetina (Diptera, Culicidae) мировой фауны. — Л. : Наука, 1967. — 182 с.

Соколова Ю. Я., Исси И. В. О роде Nosema (Microsporidia) в связи с новыми данными по жизненному циклу микроспоридии N. mesnili. // Паразитология. — 1997. — **31**, № 4. — С. 307—313.

Adnew P., Koella J. C. Virulence, parasite mode of transmission and host fluctuation asymmetry // Proc. Roy. Soc. London. B. — 1997. — **264**, N 1378. — P. 9—15.

Canning E. U. Evolutionary relationships of Microsporidia // Evolutionary relationships among Protozoa / Ed. G. H. Coombs et. al. — 1998. — P. 43—57. — (ISBN 0412 79800×4).

Sprague V. Systematics of the Microsporidia // Compar. Pathobiol. — New York, 1977. — V. 2. — 510 p.

Sprague V. Microspora // Synopsis and classification of living organisms. — New York, 1982. — V. 1. — P. 589—601.